

chloros, obr. 7), která se v posledních několika letech opakovaně vrací na mnohé lokality. Z migrujících druhů jsme v rezervacích oproti předešlému průzkumu zachytili žlutáška čilimníkového (*Colias crocea*), jehož lze v našich podmínkách pozorovat spíše ve volné zemědělské krajině. Početnějšími se stávají i migrující babočky – b. admirál (*Vanessa atalanta*) a zejména b. bodláková (*V. cardui*); jejich aktuální početnost v ČR závisí na populačních hustotách ve středozevní oblasti, odkud přilétají.

Obdobně jako předchozí průzkum z let 2003–05 ani současná studie nepotvrdila výrazné změny v celkové rozmanitosti pražských druhů motýlů. Jde o zajímavý a pro nás nečekaný výsledek – motýli obecně v České republice totiž mizejí a nejde jen o vzácné druhy (specialisty), týká se to i běžných druhů bez větších nároků na kvalitu biotopu. V Praze se patrně sešlo několik šťastných okolností. Na jejím území i dnes najdeme řadu velkých a značně bohatých zdrojových lokalit, které mohou zajišťovat doplňování populací menších lokalit v okolí. V kombinaci s velkým počtem malých území pak možná jde o relativně funkční mozaiku stanovišť, kde dokážou přežít i mnohé specializované druhy. Důležité také je, že na většině cenných míst probíhá poměrně dobrý ochranný management.

Vrátíme-li se k územím, jež jsme studovali, je nutné zdůraznit, že na rozdíl od těch rozlehlých jsou náchylnější na jakékoli změny v charakteru biotopů. Zejména



6



7

pokud jsou izolovány určitou bariérou, zabraňující šíření méně mobilních druhů. V městském prostředí to mohou být pro silně heliofilní motýly rozlehlejší porosty

stinných lesů nebo větší bloky zástavby. Paradoxně jsou bariérou i souvislejší plochy zeleně, např. parků, jejichž trávníky se vlivem intenzivní údržby stávají pro mnohé skupiny bezobratlých neprostupnou pouští. To lze vyčíst i ze získaných dat – na menších a izolovanějších místech našeho výběru vymizeli především ušlechtlejší specialisti, které nahradili mobilnější druhy a generalisti.

Na území Prahy se nachází značné množství lokalit se zavedenou vhodnou péčí o biotopy. Pro dlouhodobé udržení vysoké pražské biodiverzity by to ale přesto nemuselo stačit. Při řešení další strategie ochrany přírody a druhové diverzity hlavního města je proto nezbytné myslet i na zachování nebo spíše na zvýšení propojenosti (konektivity) cenných míst. Pokusit se fragmentární ostrovy přírodních stanovišť více provázat vhodným systémem méně intenzivně obhospodařované městské zeleně. To by mohlo spočívat v ponechávání neposečených částí v parcích a zakomponování vhodných dvouděložných druhů rostlin do travních směsí. Na uvedená opatření by se mělo myslet i v rámci plánování dalšího rozvoje města. Bylo by škoda, kdyby Praha o svůj unikát přišla.

Inventarizace denních motýlů byla podpořena finančními prostředky hl. m. Prahy v rámci projektu č. 179/2018 (DOT/54/12/013578/2018).

Seznam použité literatury uvádíme na webové stránce Živý.

Zdeněk Mačát a kolektiv autorů

Čolek dravý v České republice: historie, rozšíření a genetické souvislosti

Skupina velkých čolků je u nás zastoupena třemi druhy. Za nejrozšířenějšího můžeme označit čolka velkého (*Triturus cristatus*), který žije na celém území, avšak ostrůvkovitě. Ostatní dva druhy se zde vyskytují na hranici svého areálu a ještě na začátku 90. let 20. století se o nich prakticky jen spekovalo. Čolek dunajský (*T. dobrogicus*) zasahuje pouze do jihovýchodní části Moravy v povodí řek Moravy a Dyje a je vázán na komplexy lužních lesů. Čolek dravý (*T. carnifex*) s centrem rozšíření v podhůří Alp se během holocénu, tedy současné meziledové doby, rozšířil až na jihozápadní Moravu, na Znojensko, kde obývá rozličné biotopy a tvoří hybridní zónu s čolkem velkým.

Z historie poznání

Výskyt čolka dravého byl pro Českou republiku poprvé zaznamenán v r. 1997, a to podle morfologických znaků několika jedinců žijících v lomu v Tasovcích u Znojma (Piálek a kol. 2000). Vraťme se

ale úplně na začátek, ještě o několik let zpět, přesněji do r. 1993. Tehdy v oblasti soutoku Moravy a Dyje v národní přírodní rezervaci Ranšpurk objevil Vít Zavadil čolka dunajského (Zavadil a kol. 1994). Tento náález odstartoval zvýšený zájem



1

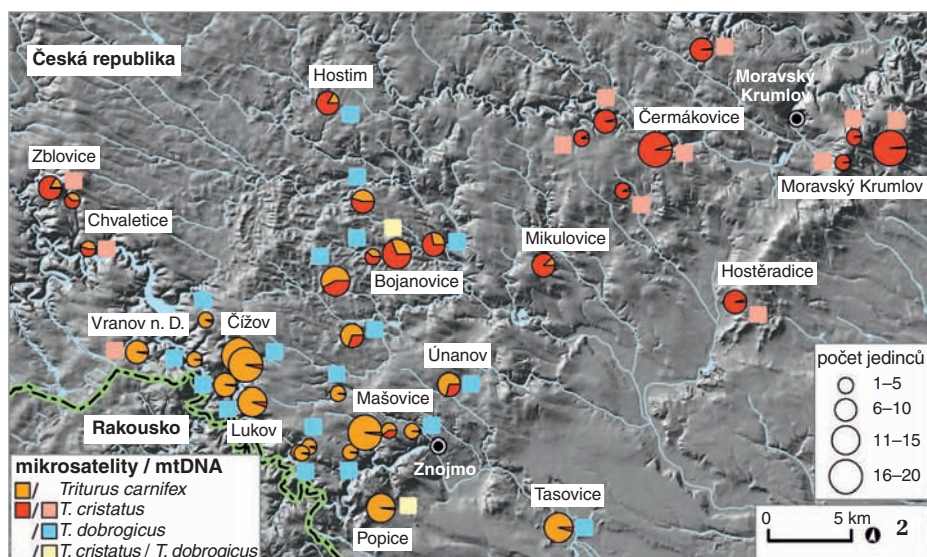
1 Samice čolka dravého (*Triturus carnifex*) z lokality Čížovský lesní rybník v národním parku Podyjí s výraznou žlutou vertebrální linkou. Foto Z. Mačát

o velké čolky a intenzivní hledání dalších lokalit podél obou těchto velkých moravských řek. Následně záznamy na sebe nenechaly dlouho čekat a např. podél řeky Moravy byly objeveny lokality č. dunajského na Tvrdonicku, Hodonínsku a později také na Bzenecku. V povodí Dyje pak šlo o doklady z Břeclavska a z pozůstatků podpálavských luhů (NPR Křivé jezero, přírodní památky Betlém nebo Dolní mušovský luh). Sice píšeme o nálezech a objevech, lépe bychom ale mohli tyto události na většině lokalit nazývat správným druhovým zařazením známých populací. O výskytu velkých čolků v této oblasti se vědělo již v minulosti (např. Moravec 1994), jen druhová identita nebyla dříve

odhalena. Také pamětníci záchranných akcí před napuštěním Novomlýnských nádrží v 80. letech si jistě vybaví, jak mezi desetitisíci jedinců obojživelníků, kteří byli z prostoru postupně zaplavovaných luhů přesouváni na sousední lokality, byly i stovky čolků, v té době zařazovaných jako čolek velký (nyní rozlišované druhy se navíc považovaly za jeho poddruhy).

Na Znojemsko se čolčí bádání posunulo až ve druhé polovině 90. let, kdy řadu zdejších lokalit vyhledal nebo na základě starých údajů ověřil druhý autor tohoto článku (A. Reiter). Na lokalitách v blízkosti údolí Dyje pak spolu s V. Zavadilem pátrali po možném výskytu čolka dunajského i v této střední části povodí. V r. 1997 tak byla revidována již zmíněná populace v Tasovickém lomu (obr. 3). Podle zkušeností z jižní Evropy a na základě morfologických znaků přišel V. Zavadil s hypotézou, že oblast obývá další druh skupiny – čolek dravý. Tato skutečnost byla publikována na základě analýzy vnějších znaků a především morfometrického indexu tělesných proporcí (podrobněji dále) jedinců ze dvou lokalit na Znojemsku (Tasovice, Mašovice) v porovnání s jedinci čolka dunajského z Lanžhota (okres Břeclav) a č. velkého z Pastvin (okres Sokolov; Piálek a kol. 2000). Ještě v témže roce byla správnost determinace ověřena pomocí molekulárních znaků (Horák 2000). V této práci se poprvé objevila informace o křížení jedinců ze zkoumaného území. Samotný objev nového druhu v ČR pak opět vedl k intenzivnímu studiu Znojemska, které jednak vyústilo v soubornou práci o obojživelnících národního parku Podyjí (Reiter a Hanák 2000) a jednak shromáždilo podklady pro vyhlášení území soustavy Natura 2000. Na Znojemsku tak bylo rozhodnutím vlády v r. 2005 zřízeno 6 evropsky významných lokalit (EVL) pro ochranu čolka dravého. Jde o místa, kde žily v době vyhlášení silné a perspektivní populace: Tasovický lom, Mašovický lom, Podmolí – strouha, Cítonice – rybník Skalaka, lom u Žerůtek a Kaolinka. Poněkud překvapující v kontextu tehdejší úrovně poznání je skutečnost, že pro EVL Podyjí (vyhlášeno rovněž r. 2005), v podstatě kopírující území NP Podyjí, je předmětem ochrany mimo jiných organismů čolek velký. Tedy druh, o němž v té době již bylo zřejmé, že se zde nevyskytuje. Výčet druhů chráněných ve vyhlášené EVL je dnes jen velmi složitě změníteelný a nejspíš k tomu nedojde. Naštěstí je to pouze formální nedostatek, jelikož způsoby ochrany obou druhů čolků se v podstatě neliší.

Tkáňové vzorky čolků z různých částí jižní Moravy získané na přelomu tisíciletí byly analyzovány až v r. 2012. Výsledkem byla dosud jediná ucelená studie o druhové příslušnosti velkých čolků nejen na Znojemsku, ale i na česko-slovenském pomezí. Pomocí analýzy jaderné a mitochondriální DNA bylo jen na Znojemsku zkoumáno 10 populací (Mikulíček a kol. 2012). Na základě jaderných znaků byly populace z pěti lokalit (Tasovice, Mašovice, Cítonice, Podmolí a Únanov) určeny jako čolek dravý, zatímco tři další populace jako hybridní mezi čolkem dravým a č. velkým (nesoucí znaky obou druhů) a dvě populace byly zařazeny jako čolek velký. Poměrně



překvapivé zjištění přinesly výsledky studia mitochondriální DNA (mtDNA). Mimo mtDNA patřící čolku velkému se totiž ve studované oblasti objevila také mtDNA čolka dunajského. Jedinci, u kterých analýza jaderné DNA ukázala přítomnost znaků čolka dravého, totiž překvapivě nesli mtDNA odpovídající č. dunajskému. To ukazuje na vzájemné křížení obou druhů někdy v minulosti, k čemuž se ještě vrátíme. V neposlední řadě se v publikaci objevila zajímavá informace o populaci z lokality Bosna, malé osady u obce Rapšach v okrese Jindřichův Hradec, kde se podařilo prokázat výskyt hybridních jedinců čolka velkého a č. dravého. Je to doposud jediná ověřená lokalita s podílem genetických znaků čolka dravého v jižních Čechách, i když v rámci jiných studií byli analyzováni jedinci z dalších minimálně 6 okolních jihočeských populací, u kterých byla nalezena přítomnost genotypu typického pro čolka velkého.

Pro doplnění širších regionálních souvislostí musíme zmínit i situaci z rakouského území. V oblasti Waldviertlu (severozápadní Dolní Rakousy) přiléhající k České republice byla sbírána data pro diplomovou práci studentky Vídeňské univerzity zabývající se podobnou tematikou (Lagler 2015). Závěry tohoto výzkumu postaveného rovněž na studiu jaderné a mitochondriální DNA ukazují nápadnou podobnost s výsledky prací ze Znojemska. Tedy

výskyt čolka dravého na základě analýzy jaderné DNA a zároveň přítomnost mitochondriálního genomu č. dunajského u těchto jedinců.

Faunistika

Výzkumné aktivity na Znojemsku byly po r. 2000 zaměřeny především na sledování vybraných lokalit v rámci pravidelného monitorování obojživelníků na území NP Podyjí. Jen příležitostně byla věnována pozornost jiným lokalitám v regionu. V r. 2010 jsme zahájili další intenzivní výzkumné období v celém regionu Znojemska a okolí. V oblasti bylo důkladně prozkoumáno více než 120 lokalit a byly sebrány tkáňové vzorky více než 300 jedinců velkých čolků. Jednak jsme ověřovali lokality, kde byli v minulosti velcí čolci hlášeni, jednak proběhl průzkum dalších míst potenciálně vhodných pro výskyt těchto obojživelníků. Celkem bylo do konce r. 2019 potvrzeno či nalezeno 75 obývaných lokalit. Většinou šlo o výskyt v době rozmnožování (dospělci ve vodní fázi života nebo nálezy larev), ojediněle o pozorování ze suchozemské fáze života.

Údaje ze studované oblasti tak v posledních desetiletích poměrně rychle přibývaly. Zatímco do r. 1994 byly publikovány informace pouze o třech lokalitách, v r. 2000 jich bylo známo již 26 a v dalších letech se počet více než zdvojnásobil (Reiter a kol. 2016). Většina míst leží v severozápadní





2 Rozšíření populací druhové skupiny velkých čolků na Znojemsku s poměrným zastoupením genetických znaků jednotlivých druhů na základě analýzy jaderné DNA (kruhové diagramy), kde je čolek dravý (*T. carnifex*) znázorněn oranžovou barvou a čolek velký (*T. cristatus*) červeně. Barevně je vyznačen typ mitochondriální DNA přítomný v jednotlivých populacích, v případě čolka dunajského (*T. dobrogicus*) modře, u čolka velkého růžově a u smíšené populace světle žlutě. Informace o typu mitochondriální DNA není k dispozici pro všechny populace (např. Míkulovice). Seznam všech lokalit je uveden v práci Z. Mačáta a kol. (2019). Zdroj dat: AOPK ČR, ČÚZK a Data.gv.at. Orig. J. Vrba

3 Evropsky významná lokalita Tasovický lom – místo, kde byl prvně v České republice rozpoznán výskyt čolka dravého. Lom je i dnes stále aktivní a pravidelně zde probíhá těžba kameniva z devonského pískovce. Foto Z. Mačát

4 Samec čolka dravého z populace obývající lesní mokřad na Pyramidě u obce Lukov v NP Podyjí. Foto A. Reiter

5 Larva čolka dravého z lokality Onšov v NP Podyjí. Foto A. Reiter

části Znojemska, tedy v jeho zalesněnější části patřící k Jevišovickému bioregionu. Největší hustota nalezišť i početnost lokálních populací byla prokázána v NP Podyjí. Zejména v okolí obcí Čížov, Mašovice a Podmolí čolci draví obývají většinu vodních nádrží. V jednotlivých lokalitách bylo jednorázově zaznamenáno i několik desítek dospělých jedinců – např. dvě drobné tůně u Klapera potoka (Čížov) hostily 82 odchycených dospělců v květnu 2015 a Pustý rybník u Podmolí 45 dospělců v dubnu 2019.

Morfologická analýza

Při sběru tkáňových vzorků pro genetické analýzy byl každý odchycený jedinec změřen a byly zjišťovány další morfologické údaje. V první fázi výzkumu se tyto morfologické znaky využívaly k hodnocení pomocí tzv. Wolterstorffova indexu (WI), který vyjadřuje poměr mezi délkou předních končetin a rozpětím mezi předními a zadními končetinami. Hodnoty WI pro jednotlivé druhy velkých čolků (resp. poddruhy rozlišované v té době), které stanovil Willy Wolterstorff (1923), byly v průběhu vývoje metody několikrát upraveny.

Naše výsledky však neukázaly v podstatě žádný vztah mezi hodnotami indexu a přítomností dalších vnějších znaků zkoumaných jedinců (barevnost, skvrnění ad.). Pro srovnání byla získaná data porovnána s výsledky analýzy jaderné DNA. Ověřovali jsme správnost určení pomocí Wolterstorffova indexu a bylo zjištěno, že více než 50 % jedinců určených jako čolek velký bylo determinováno chybně. V případě čolka dravého šlo o více než 30 % nesprávně určených jedinců. Zjednodušeně lze říci, že využití morfologických znaků a morfometrických indexů pro rozlišení populací v hybridní zóně nepřináší dostatečně objektivní výsledky. Stejný dojem jsme ostatně získali už během práce v terénu, neboť jedinci ze stejné populace působili vzhledově značně nesourodě.

Genetická analýza

Z uvedených poznatků bylo tedy zřejmé, že se důkladné studium populací velkých čolků neobejde bez genetické analýzy. Využili jsme znaky již zmíněné jaderné DNA děděné od obou rodičů (mikrosatelity, 7 lokusů) a z mtDNA v mateřské linii (gen ND2, asi 700 párů bází dlouhý fragment; Mačát a kol. 2019). Pro vyhodnocení analýzy mikrosatelitů byl využit specializovaný program Structure, který pro jednotlivé čolky určil podíl zastoupení genetických znaků původem od každého z obou druhů (rozdělil je do dvou shluků – klastrů).

Přenesením získaných výsledků do mapy (obr. 2) je patrné poměrové složení jednotlivých populací. Je zjevné, že populace velkých čolků na Znojemsku můžeme rozdělit do tří skupin. První představuje populace čolka dravého – lokality ležící v národním parku a přiléhající oblasti přibližně do 5 km severně od hranice parku. Následují hybridní populace s jedinci nesoucími jaderné znaky obou druhů. V jižní části zóny odpovídají spíše genotypu čolka dravého a v severní části převažují znaky č. velkého. Severněji, směrem k Moravskému Krumlovu, je na lokalitách zastoupen již pouze čolek velký. Zde pak začíná souvislý areál tohoto druhu na našem území. Hybridní zóna je poměrně ostrá, geograficky strukturovaná (genotypové složení populací se mění v jihozápadně–severovýchodním směru), široká přibližně 17 km.

Předpokládáme, že tento vzor rozšíření vznikl při osídlování (kolonizaci) střední Evropy z glaciálních refugií po skončení poslední doby ledové, kdy došlo ke kon-

taktu druhů. Refugiem pro čolka velkého byly pravděpodobně Karpaty (Wielstra a kol. 2015) a k jeho šíření na Znojemsko tak došlo z východu, zatímco čolek dravý přečkal dobu ledovou zřejmě v podhůří Alp v oblasti u Jaderského moře (Itálie, Slovinsko; Wielstra a kol. 2013) a zpět do střední Evropy tedy migroval od jihu až jihovýchodu. Oba druhy se střetly v oblasti dnešního Znojemska a Dolních Rakous (Waldviertel).

Analýza mtDNA stejně jako v případě dřívější zmiňované studie ukázala v dané oblasti vedle znaků čolka velkého i přítomnost haplotypu č. dunajského (mtDNA čolka dravého na Znojemsku dosud zjištěna nebyla). Mitochondriální znaky čolka dunajského byly zastoupeny mezi jedinci v NP Podyjí a jeho okolí a také mezi jedinci v jižní části hybridní zóny (obr. 2). Mitochondriální DNA čolka velkého pak byla nejčastěji zaznamenána u jedinců z okolí Moravského Krumlova, tedy ze severovýchodní části regionu. Zjištěné znaky čolka dunajského odpovídají populacím rozšířeným v západní části Karpatské kotliny, v severovýchodním Rakousku, ale i na jihovýchodní Moravě a na západním Slovensku (Vörös a kol. 2016). Popsaný scénář šíření obsahuje tedy další podstatnou informaci – přítomnost mtDNA čolka dunajského v populacích s převahou znaků jaderné DNA č. dravého. Tato kombinace pravděpodobně vznikla během postglaciálního šíření čolka dravého, kdy došlo k jeho kontaktu a křížení s č. dunajským. S přihlédnutím k dnešním znalostem je zřejmé, že vše se odehrálo někde na okraji západní Panonie. Při této hybridizaci došlo k jednosměrnému proniknutí (introgresi) mtDNA a následně k rozšíření jedinců čolka dravého s mtDNA č. dunajského do současných oblastí hybridizace s čolkem velkým.

Populace velkých čolků v jižní části České republiky (Znojemska) tak představují genetickou mozaiku jaderných a mitochondriálních genomů tří druhů. Z hlediska studia hybridních zón a rekolonizace území v holocénu je proto Znojemsko nejen díky velkým čolkům zajímavou oblastí pro studium historické fluktuace populací a evoluce hybridních zón.

Kolektiv spoluautorů: Antonín Reiter, Daniel Jablonski, Lenka Jeřábková, Martin Rulík a Peter Mikulíček

Seznam použité literatury je uveden na webové stránce Živý.